植 物 分 类 学 报 37(3):253~258(1999)
Acta Phytotaxonomica Sinica

南水青冈属及壳斗科其他属花粉壁超微结构比较研究*

郑中华 王萍莉 溥发鼎
(中国科学院成都生物研究所 成都 610041)

A comparative study on pollen exine ultrastructure of *Nothofagus* and the other genera of Fagaceae

ZHENG Zhong-Hua WANG Ping-Li PU Fa-Ding
(*Chengdu Institute of Biology, the Chinese Academy of Sciences*, Chengdu 610041)

Abstract The genus *Nothofagus* is mainly distributed in South America and New Zealand. The present paper describes its pollen exine ultrastructure and compares the exine ultrastructure with that of the other genera of Fagaceae. The pollen grains were examined using ultrathin sectioning technique under transmission electron microscope. The study shows that the pollen exine ultrastructure of *Nothofagus* differs from that of the other genera of Fagaceae by its exine structure and thickness, type of aperture, and ornamentation. The pollen exine of *Nothofagus* is thin and possesses granular bacules, regular foot layer and tectum, spinulate ornamentation, and the endexine is usually visible at poral area, and 5~8 colpate. The pollen exine of the other genera of Fagaceae possesses entire bacules, irregular foot layer and tectum, granulate and tuberculate ornamentation, thicker endexine, and is 3-colporate (3-colpate or 3-colporoidate). The pollen exine ultrastructure of *Nothofagus* may belong to primitive type. The pollen exine ultrastructure data support Kuprianova's opinion that *Nothofagus* should be separated from Fagaceae and established as a monogenetic family, i.e. Nothofagaceae.

Key words *Nothofagus*; Fagaceae; Pollen exine; Ultrastructure

摘要 对主要分布于南美和新西兰的南水青冈属 *Nothofagus* 花粉外壁的超微结构进行了观察和研究,同时与壳斗科其他属花粉外壁的结构进行比较,结果表明,南水青冈属花粉外壁的厚度、结构、萌发孔类型以及花粉外壁表面的纹饰与壳斗科其他属花粉外壁的超微结构存在明显差别。主要表现为:南水青冈属花粉外壁的柱状层和内层发育差,为颗粒状;基层和覆盖层无分化结构;覆盖层上为刺状纹饰;萌发孔为5~8沟。壳斗科其他属花粉外壁的小柱发育好,形成明显的柱状层;覆盖层和基层常具一定的结构;花粉表面较光滑,或为波状、颗粒或瘤状纹饰;内层发育较好;多数花粉具3孔沟,少数为3沟或3拟孔沟。本研究认为南水青冈属花粉外壁的结构属于较原始类型,支持 Kuprianova 等将南水青冈属独立为南壳斗科。

关键词 南水青冈属; 壳斗科; 花粉外壁; 超微结构

壳斗科是被子植物中的一个大科,对壳斗科各亚科、属、亚属的划分以及壳斗科原始类群的确定等问题,国内外学者见解颇有不同。在过去的30多年里,曾有十几位植物系

---

* 国家自然科学基金资助项目(39570045)和中科院成都地奥科学基金资助。
1998-07-15 收稿,1998-10-15 收修改稿。

统学家提出了不同的分类系统(李建强,1996a,1996b; Jenkins,1993; 王萍莉,张金谈,1991; Nixon & Crepet,1989; Crepet & Nixon ,1989; Jones,1986 等),争论的焦点较多,其中之一是关于间断分布于南美和新西兰的南水青冈属 *Nothofagus* 的归属问题。按传统的形态分类学方法,壳斗是壳斗科区别于其他科的重要分类特征,南水青冈属具有壳斗,其果实形态与壳斗科相近,所以一部分植物学者将南水青冈属放在壳斗科,隶属水青冈亚科,并作为壳斗科的原始类型(Jenkins,1993; Melville,1982; Soepadmo,1972; Steenis,1971 等);另一部分植物学家则认为,南水青冈属与壳斗科其他属的差异相当明显,如外部形态、花粉形状、花粉萌发孔数目、染色体数目以及胚胎学性状等,主张将南水青冈属从壳斗科中分出,另立为南壳斗科(李建强,1996a,1996b; Hill & Jordan,1993; Jones,1986; Romero,1986; Nixon,1982; Kuprianova,1962 等)。近年来,壳斗科其他属的花粉形态结构已有研究,对南水青冈属的壳斗、叶片、木材解剖、花粉形态等也有一些报道(王萍莉,张金谈,1991; Hill & Jordan,1993,Hill,1991; Hill & Read,1991; Philipson & Philipson,1988; Praglowski,1982; Cookson & Pik,1955 等),但未见对南水青冈属花粉外壁超微结构研究的系统报道。本文针对当前壳斗科国际讨论的热点,在对中国壳斗科花粉研究的基础上,首次对南水青冈属不同种类花粉外壁的结构进行研究,同时与壳斗科其他属花粉外壁的结构进行比较,以使为研究南水青冈属的归属及系统位置提供花粉外壁超微结构资料。

1 材料和方法

所用南水青冈属 9 个种的花粉材料采自英国爱丁堡植物园和邱植物园标本馆腊叶标本,壳斗科其他属花粉采自西南林学院标本馆(凭证标本见附录)。

花粉经醋酸酐分解后,用 2% 琼脂进行预包埋,再按花粉粒的常规透射电镜标本制备法(郑中华,1988)制作超薄切片,JEM-100CX 电镜观察拍照。

2 观察结果

2.1 南水青冈属花粉外壁的超微结构

南水青冈属花粉外壁由内层和外层构成。多数种内层仅在萌发孔区可见,为颗粒状结构。外层由基层、柱状层和覆盖层构成。覆盖层为连续的规则结构。柱状层较薄,小柱很短,为颗粒状。覆盖层上为刺状纹饰。南水青冈属花粉萌发孔为 5~8 沟,外层在萌发孔处向内折成钩状;花粉形状为多角形,其萌发孔一般向外突起。南水青冈属花粉外壁各层的厚度和特征见表 1 和图版 Ⅰ。

2.2 壳斗科其他属花粉外壁的超微结构

本文对壳斗科水青冈亚科的水青冈属,栗亚科的栗属、栲属、石栎属,栎亚科的三棱栎属、栎属的花粉外壁结构进行了观察,结果见表 1 和图版 Ⅱ。

3 讨 论

3.1 南水青冈属花粉外壁的结构特征

南水青冈属与壳斗科其他属花粉外壁结构存在明显差别。南水青冈属花粉外壁的主

要特点是柱状层发育差，为颗粒状，厚约 0.03～0.1 μm；覆盖层和基层无分化结构。基层较厚，约为 0.4～0.6 μm，基层常厚于覆盖层；覆盖层上为刺状纹饰。南水青冈属外壁内层发育差，多数种在非萌发孔区未观察到外壁内层。南水青冈属花粉萌发孔为 5～8 沟，萌发孔向外突起。

表 1　南水青冈属和壳斗科其他属花粉外壁结构特征比较

Table 1　Comparison of exine characteristics of *Nothofagus* and the other genera of Fagaceae

植物类群 taxon		外壁特征 exine characteristics						
		内层 endexine (μm)	外层 ectexine(μm)			纹饰 ornamentation(μm)	萌发孔 aperture	厚度 thickness (μm)
			覆盖层 tectum	柱状层 bacule	基层 foot layer			
南水青冈属 *Nothofagus*		颗粒状，通常在孔区可见 granule, usually visible in poral area 0.1～0.4	规则 regular 0.2～0.4	颗粒状 granule 0.03～0.1	规则 regular 0.4～0.6	刺状 spinulate 0.3～1.0	(4)5～8(9)沟 (4)5～8(9) colpate	0.6～1.2
水青冈亚科 Fagoideae 水青冈属 *Fagus*		片状 lamellar 0.1～0.4	不规则 irregular 0.4～0.9	颗粒状，小柱 granule, columellate 0.2～0.3	不规则 irregular 0.3～0.5	颗粒，小刺 granule, spinulate	3(4)孔沟 3(4) colporate	1.4～2.0
栗亚科 Castaneoideae 栗属 *Castanea*，栲属 *Castanopsis*，石栎属 *Lithocarpus*		片状 lamellar 0.3～0.5	不规则 irregular 0.25～0.3	小柱 columellate 0.1～0.2	规则 regular 0.15～0.25	纹饰不明显 indistinct	3 孔沟 3-colporate	0.6～1.2
栎亚科 Quercoideae	三棱栎属 *Trigonobalanus*	片状 lamellar 0.4～0.8	不规则 irregular 0.2～0.4	小柱 columellate 0.2～0.3	规则 regular 0.15～0.2	颗粒，疣状 granule, verrucate	3 孔沟 3-colporate	0.8～1.8
	栎亚属 *Quercus* subgen. *Quercus*	片状 lamellar 0.3～0.4	不规则 irregular 0.4～0.7	小柱 columellate 0.2～0.3	不规则 irregular 0.1～0.25	瘤状，疣状 tuberculate, verrucate	3 孔沟 (-3 沟) 3-colporate (-3colpate)	
	青冈亚属 *Quercus* subgen. *Cyclobalanopsis*	片状 lamellar 0.4～0.6	不规则 irregular 0.5～0.8	小柱 columellate 0.2～0.3	规则 regular 0.3～0.5	粗颗粒，小刺 gross-granule, spinulate	3 孔沟 (3 拟孔沟) 3-colporate (3-colporoidate)	

Walker(1976)(cf. 中国科学院植物研究所古植物研究室孢粉组译，1980)在讨论被子植物花粉外壁结构和进化意义时指出，柱状层是典型的被子植物特征，柱状层的进化趋势是从无定形到颗粒状再发育成柱状，外壁内层在原始被子植物中缺乏。根据本研究结果，南水青冈属花粉外壁柱状层发育较差，为颗粒状，内层很少见，因此，认为南水青冈属花粉外壁的结构属于较原始类型。

3.2　南水青冈属与水青冈属花粉外壁结构比较

按传统分类，南水青冈属和水青冈属都归属于壳斗科的水青冈亚科，但两者的花粉形态和花粉外壁结构存在明显差别。主要表现为，水青冈属花粉外壁较厚，约为 1.4～2 μm；而南水青冈属花粉外壁厚 0.6～1.2 μm。水青冈属花粉外壁的覆盖层较厚，常厚于基层，覆盖层和基层常突起形成不规则图案；而南水青冈属基层厚于覆盖层，基层和覆盖层都无分化结构，较规则。水青冈属柱状层发育比南水青冈属好，为颗粒状或小柱；南水青

冈属的柱层较薄为颗粒状,覆盖层上可见明显的刺状纹饰；而水青冈属的表面纹饰是颗粒或小刺。水青冈属萌发孔为3～4孔沟;南水青冈属萌发孔为5～8沟。总之南水青冈属和水青冈属花粉外壁结构存在明显差别,不宜将两者归入同一亚科。

3.3 栗亚科、栎亚科花粉外壁结构特征

壳斗科中栗亚科的栗属、栲属、石栎属3个属花粉外壁的细微结构较相似。花粉外壁由外层和内层构成。内层发育较好,在萌发孔处明显加厚,厚度约为0.3～0.5 μm；外层的覆盖层厚于或等于基层,基层为规则结构;覆盖层向上突起,形成连续的疣状、波状突起,少数可见穿孔；柱状层较薄,由发育较好的小柱构成。栗亚科花粉萌发孔为3孔沟,孔沟的大小、形状一致。栎亚科中三棱栎属花粉外壁的结构与栗亚科的较相似,具相当厚的外壁内层，内层在孔区形成一种衬垫结构；覆盖层表面形成连续的半圆形的突起,为波状或疣状纹饰；小柱发育较好；萌发孔为3孔沟。栎亚属花粉外壁与三棱栎属花粉外壁存在一些差别,前者覆盖层较厚,为块状或不规则形状;基层较薄,为不规则形状;萌发孔处内层为片状。青冈亚属花粉外壁的覆盖层也较厚,覆盖层为块状,表面有小刺突起,覆盖层上有穿孔;基层比栎亚属和三棱栎属的厚。栎亚属和青冈亚属萌发孔多数为3孔沟,少数为3沟或3拟孔沟,形状为沟状或"八"字形。

3.4 南水青冈属与壳斗科其他属花粉外壁结构比较

从花粉外壁超微结构研究表明,壳斗科其他属花粉外壁的结构较相似,但与南水青冈属花粉外壁相比,主要差别在于:壳斗科其他属花粉外壁小柱发育较好,排列整齐,形成明显的柱状层,柱高约0.2～0.3μm;覆盖层常厚于基层,覆盖层和基层常具一定的结构;花粉表面非刺状纹饰,有时较光滑,或为波状,颗粒或瘤状纹饰,这些纹饰由覆盖层结构变化形成;内层发育较好,在萌发孔处明显加厚。壳斗科其他属花粉萌发孔多为3孔沟,少数为3沟或3拟孔沟。此外,花粉外壁总厚度除栗亚科外,栎亚科各属和水青冈属花粉外壁都比南水青冈属花粉外壁厚;南水青冈属花粉通常比壳斗科其他属的花粉大,但花粉外壁较薄。总之,南水青冈属花粉外壁与壳斗科各属花粉外壁的结构、厚度、表面纹饰以及萌发孔数目和形状都有明显不同,本研究结果支持将南水青冈属与壳斗科其他属分开,独立为南壳斗科。

参 考 文 献

Cookson I C, Pik K M, 1955. The pollen morphology of *Nothofagus* Blume subsect. Bipartitae Steen. Aus J Bot, 3:197～206

Crepet W L, Nixon K C, 1989. Earliest megafossil evidence of Fagaceae: phylogenetic and biogeographic implications. Amer J Bot, 76(6): 842～855

Hill R S, Jordan G J, 1993. The evolutionary history of *Nothofagus* (Nothofagaceae). Aust Syst Bot, 6:111～126

Hill R S, 1991. Tertiary *Nothofagus* (Fagaceae) macrofossils from Tasmania and Antarctica and their bearing on the evolution of the genus. Bot J Linn Soc, 105:73～112

Hill R S, Read J, 1991. A revised infrageneric classification of *Nothofagus* (Fagaceae). Bot J Linn Soc, 105: 37～72

Jenkins R M, 1993. The origin of the Fagaceous cupule. Bot Rev, 59: 81～111

Jones J H, 1986. Evolution of the Fagaceae: The implications of foliar features. Ann Missouri Bot Gard, 73: 228～275

Kuprianova L A, 1962. Palynological data and the systematics of the Fagales and Uriticales. In: Soviet Reports from the First International Palynological Conference. Mscow: USSR Acad Sci

Li J-Q(李建强), 1996a. The origin and distribution of the family Fagaceae. Acta Phytotax Sin(植物分类学报),34(4):376～396

Li J-Q(李建强),1996b. On the phylogeny of the Fagaceae. Acta Phytotax Sin(植物分类学报),34(6):597～609

Melville R, 1982. The biogeography of *Nothofagus* and *Trigonobalanus* and the origin of the Fagaceae. Bot J Linn Soc, 85: 75～88

Nixon K C, Crepet W L, 1989. *Trigonobalanus* (Fagaceae): taxonomic status and phylogenetic relationships. Amer J Bot, 76(6): 828～841

Nixon K C, 1982. In support of recognition of the family Nothofagaceae Kuprianova. Publ Bot Soc Amer Misc Ser, 162: 102

Philipson W R, Philipson M N, 1988. A classification of the genus *Nothofagus* (Fagaceae). Bot J Linn Soc, 98:27～36

Praglowski J C, 1982. Fagaceae L. Fagoideae. World Pollen and Spore Flora, Vol 2. Stockholm: Almqvist and Wiksell

Romero E J, 1986. Fossil evidence regarding the evolution of *Nothofagus* Blume. Ann Missouri Bot Gard, 73: 276～283

Soepadmo E, 1972. Fagaceae. Flora Malesiana Series 1. Groningen, the Netherlands: Wolters-Noordhoff Publishing. 7: 265～403

Steenis C G G J van, 1971. *Nothofagus*, key genus of plant geography in time and space, living and fossil, ecology and phylogeny. Blumea, 19:65～98

The Departement of Palyobotany, Institute of Botany, the Chinese Academy of Sciences(中国科学院植物研究所古植物研究室孢粉组译), 1980. A Chinese translation volume of palynology. Beijing: Science Press. 1:91～134

Wang P-L, Chang K-T(王萍莉,张金谈),1991. The pollen morphology in relation to the taxonomy and phylogeny of Fagaceae. Acta Phytotax Sin(植物分类学报),29(1):60～66

Zheng Z-H(郑中华),1988. A method of preparing pollen section for transmission electron microscopy. Chin Bull Bot(植物学通报),5(3):182～184

图版说明 Explanation of plates

图版 I 南水青冈属花粉切片照片

1,3. *N. alessandri* (1. ×12500, 3. ×6000); 2,4. *N. solandri* (2. ×7000, 4. ×8000); 5,6. *N. brassi* (5. ×13000, 6. ×9500); 7,8. *N. carrii* (7. ×8000, 8. ×10000); 9,10. *N. pseudoresinosa* (9. ×13000, 10. ×8000); 11. *N. menziesii* (×10000); 12. *N. procera* (×8800); 13. *N. obliqua* (×1500); 14. *N. betuloides* (×12000).

图版 II 壳斗科其他属花粉切片照片

1,4. 三棱栎花粉切片照片(1. ×10000, 4. ×5000); 2,7. 茅栗、锥栗花粉切片照片(2. ×14000, 7. ×4000); 3,5. 元江栲、鹿角栲花粉切片照片(3. ×12000, 5. ×5000); 6,13. 杯斗滇石栎、猴面石栎花粉切片照片(6. ×12000, 13. ×12000); 8,9. 水青冈花粉切片照片(8. ×9500, 9. ×9000); 10,11. 青冈栎、栓皮栎花粉切片照片(10. ×9500, 11. ×9200); 12,14. 窄叶栎、毛叶栎花粉切片照片(12. ×6700, 14. ×9800)。

Plate I Ultrathin section of *Nothofagus*

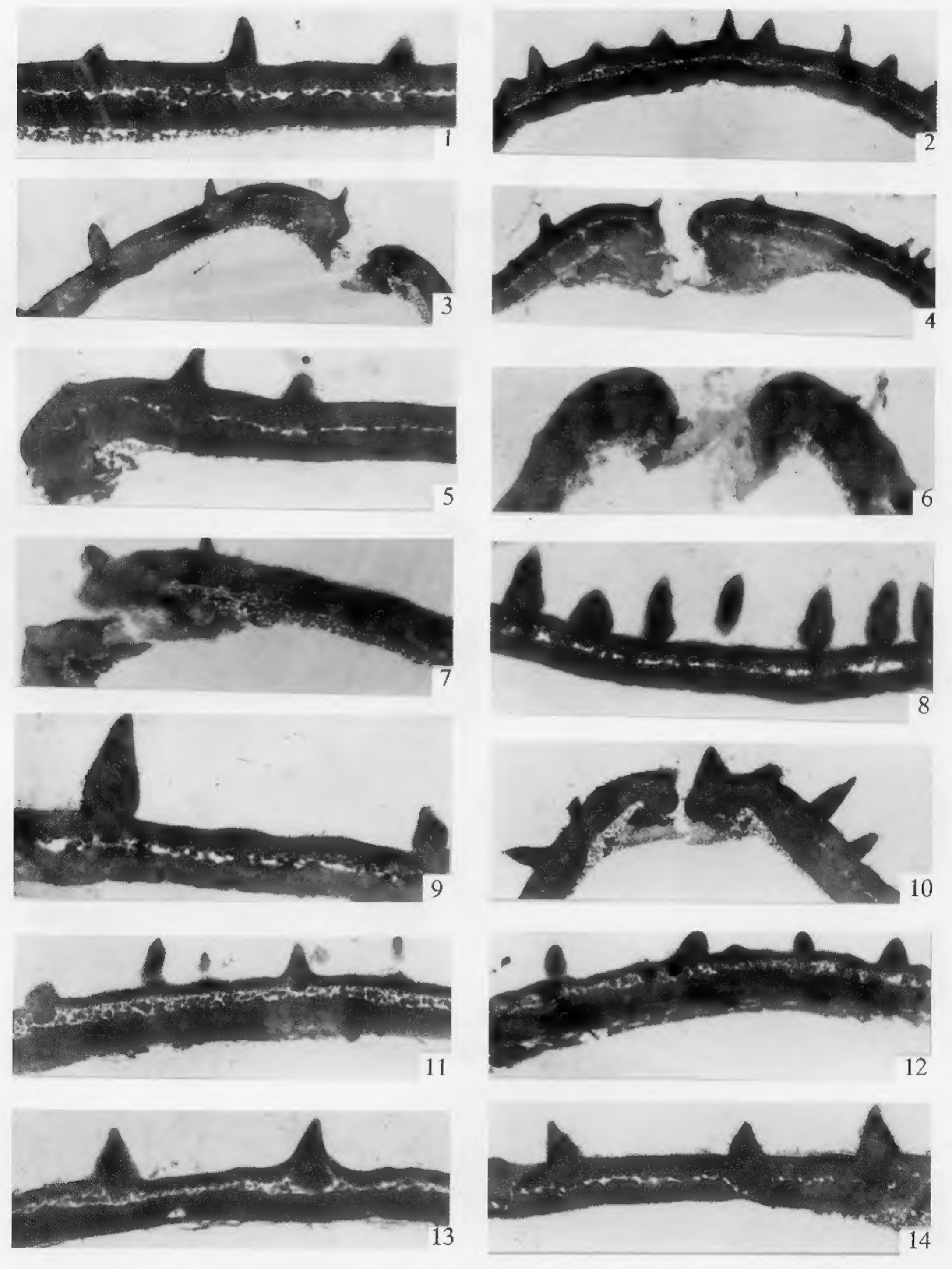
1,3. *N. alessandri* (1. ×12500, 3. ×6000); 2,4. *N. solandri* (2. ×7000, 4. ×8000); 5,6. *N. brassi* (5. ×13000, 6. ×9500); 7,8. *N. carrii* (7. ×8000, 8. ×10000); 9,10. *N. pseudoresinosa* (9. ×13000, 10. ×8000); 11. *N. menziesii* (×10000); 12. *N. procera* (×8800); 13. *N. obliqua* (×1500); 14. *N. betuloides* (×12000).

Plate II Ultrathin section the other genera of Fagaceae

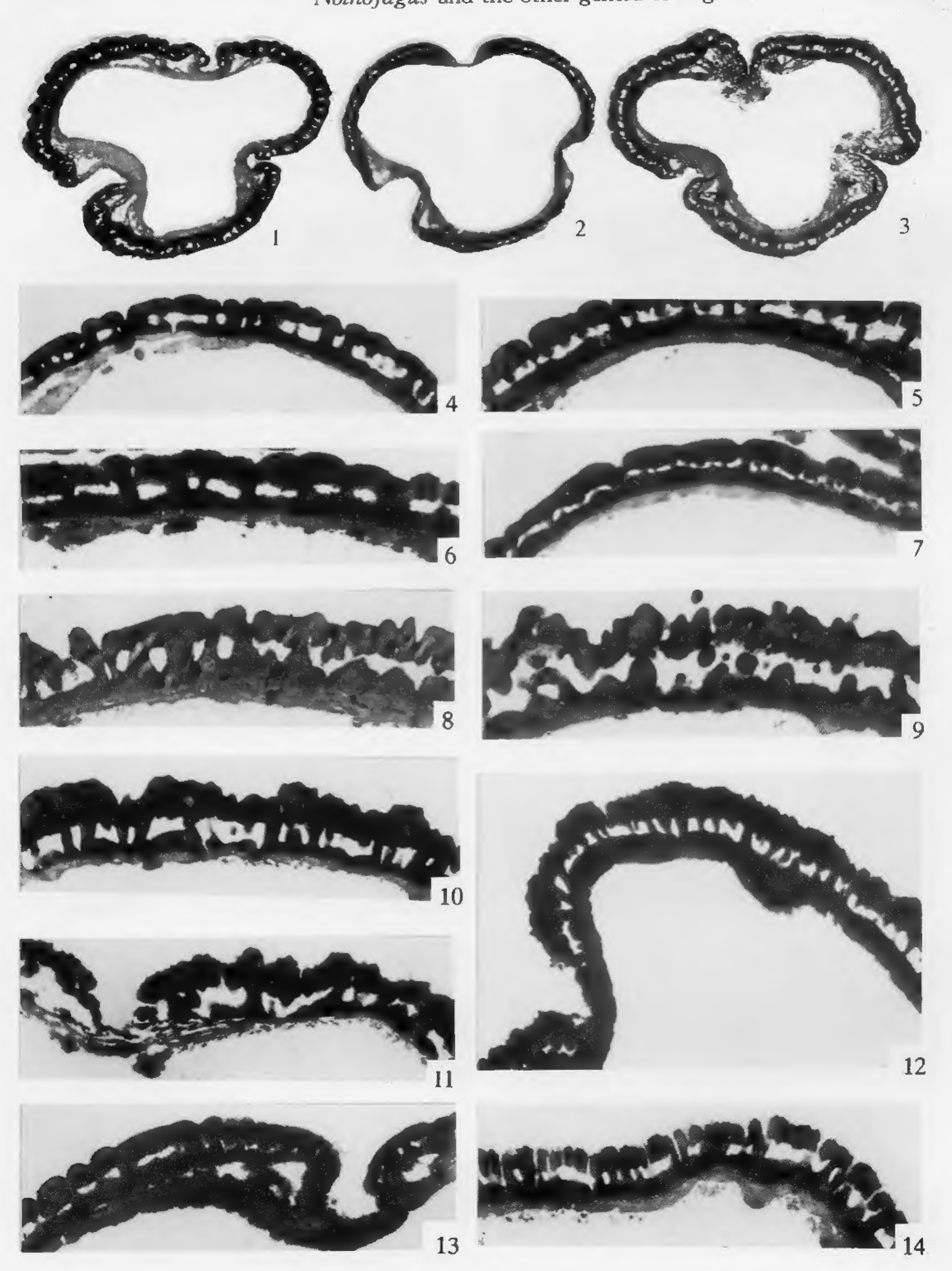
1,4. *Trigonobalanus diochangensis* (1. ×10000, 4. ×5000); 2,7. *Castanea seguinii* (×14000), *C. henryi* (×4000); 3,5. *Castanopsis orthacantha* (×12000), *C. lamontii* (×5000); 6,13. *Lithocarpus dealbatus* (×12000), *L. balansae* (×12000); 8,9. *Fagus longipetiolata* (8. ×9500, 9. ×9000); 10,11. *Quercus glauca Q. variabilis* (10. ×9500, 11. ×9200); 12,14. *Q. angustinii* (×6700), *Q. kerrii* (×9800).

附录:凭证标本 Appendix: Vouchers

Castanea seguinii Dode, Yunnan, Hsu Yung-chun 52105 (云南,徐永椿 52105) (YNFC);
C. henryi (Skan) Rehd., Yunnan, Wang Fang-li 10469 (云南,王芳礼 10469) (YNFC);
Castanopsis orthacantha Franch., Yunnan, Hsu Yung-chun 13391 (云南,徐永椿 13391) (YNFC);
C. lamontii Hance, Yunnan, Hsu Yung-chun 317 (云南,徐永椿 317) (YNFC);
Fagus longipetiolata Seem., Yunnan, Hsu Yung-chun 13684 (云南,徐永椿 13684) (YNFC);
Lithocarpus dealbatus (Hook. f. et Thoms.) Rehd., Yunnan, Hsu Yung-chun 013833 (云南,徐永椿 013833) (YNFC);
L. balansae (Drake) A. Camus, Yunnan, Hsu Yung-chun 13699 (云南,徐永椿 13699) (YNFC);
Nothofagus alessandri Espinosa, s. loc. (采集地不详), M. R. Espinosa, 22-Ⅸ-1929 (E);
N. brassi Steenis, s. loc., s. coll. (采集地、采集人不详) 2321 (E);
N. betuloides (Mirb.) Bl., s. loc. (采集地不详), G. T. Grance, 28667(C. 4699) (E);
N. carrii Steenis, s. loc., s. coll. (采集地、采集人不详), 63491(55310) (E);
N. menziesii (Hook. f.) Oerst., New Zealand, s. coll. (新西兰,采集人不详)1907(1908) (E);
N. obliqua (Mirb) Oerst., South America, s. coll. (南美,采集人不详) 507(10762) (E);
N. procera (Poepp et Endl.) Oerst., Britain, (英国), W. Dallimore 159-10 (K);
N. pseudoresinosa Steenis, s. loc. (采集地不详), E. D. Hoogland et R. Schodde 7204 (E);
N. solandri (Hook. f.) Oerst., s. loc, (采集地不详), H. H. Trarers, 12180(294) (E);
Quercus glauca (Thunb) Oerst., Guangxi, Tsoong Chi-hsin 808725 (广西,钟济新 808725) (YNFC);
Q. variabilis Bl., Guangxi, Tsoong Chi-hsin s. n. (广西,钟济新 s. n.) (YNFC);
Q. kerrii (Craib) Hu, Sichuan, Kung Hsian-shiu 64416 (四川,孔宪需 64416) (YNFC);
Q. angustinii Skan, Yunnan, Hsu Yung-chun 014292 (云南,徐永椿 014292) (YNFC);
Trigonobalanus doichangensis (A. Camus) Forman, Yunnan, Hsu Yung-chun 50 (云南,徐永椿 50) (YNFC)。



See explanation at the end of text



See explanation at the end of text